

УДК 591.3

ЭКЗОГЕННОЕ ПИТАНИЕ ОСЕТРОВЫХ РЫБ (*Acipenseridae*) НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ (ОБЗОР)

© 2020 г. Г. И. Рубан*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 18.12.2019 г.

После доработки 17.03.2020 г.

Принята к публикации 26.03.2020 г.

Проанализированы данные о характере питания осетровых на ранних стадиях развития в естественных условиях и в аквакультуре. Показано, что сведения о питании осетровых в естественных условиях при переходе на внешнее питание и вскоре после него противоречивы. По одним данным, основу пищи личинок на этапе смешанного питания и позднее при экзогенном питании составляет зообентос, по другим — личинки питаются в основном планктонными ракообразными, и только в мальковый период осетровые начинают потреблять бентических ракообразных и личинок насекомых. Противоречие, вероятно, возникло из-за проведения исследований в разных условиях. В целом, констатируется высокая пластичность осетровых в питании на ранних стадиях развития. В благоприятных условиях личинки осетровых при переходе на внешнее питание и позднее питаются преимущественно зообентосом, видовой и размерный состав потребляемых организмов изменяется по мере роста личинок. Зоопланктон является вынужденным кормом при недостатке доступных форм бентоса. Преобладание зообентоса в питании осетровых в раннем онтогенезе, в том числе при переходе на внешнее питание, связано с его большей энергетической ценностью по сравнению с зоопланктоном, а также с большей доступностью для личинок на стадии смешанного питания, определяемой их морфологией и развитием сенсорных систем, в частности, некоторым запозданием в развитии обонятельной системы по сравнению с вкусовой сейсмочувствительной, осязанием и электрорецепцией.

Ключевые слова: осетровые, питание, внешнее питание, предличинки, личинки, мальки, зообентос, зоопланктон

DOI: 10.31857/S0320965220050101

ВВЕДЕНИЕ

Переход на экзогенное питание — один из критических моментов в раннем онтогенезе рыб (в частности, осетровых), при котором наблюдается повышенная смертность. Характер и спектры питания осетровых в естественных условиях при переходе на внешнее питание в настоящее время изучены недостаточно, что объясняется рядом объективных трудностей в сборе материала, а имеющаяся информация, подчас, противоречива. Значительно больше сведений имеется о биотехнике перевода на внешнее питание личинок осетровых в условиях аквакультуры (ОРЗ) с использованием искусственных стартовых кормов и живых кормов (зоопланктона).

Работа выполнена с целью проанализировать и обобщить данные о характере экзогенного питания осетровых на ранних стадиях развития, особенно при их переходе на внешнее питание, в

естественных условиях и в условиях аквакультуры, приближенных к естественным.

ПИТАНИЕ ОСЕТРОВЫХ НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Известно, что размеры организмов, потребляемых рыбами, зависят от размеров самих рыб, а характер питания в той или иной степени изменяется по мере их роста. Размеры и возраст личинок осетровых при переходе на внешнее питание различаются у разных видов. Переход на экзогенное питание наблюдается у предличинок белуги (*Huso huso* L., 1758) при длине тела 20–22 мм, русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833), сибирского осетра (*A. baerii* Brandt, 1869) и шипа (*A. nudiventris* Lovetzky, 1828) — при длине тела 18–20 мм, севрюги (*A. stellatus* Pallas, 1771) — 19 мм (Богданова, 1967; Стыгар, 1984; Эпштейн, 1954).

Продолжительность развития предличинок белуги от стадии массового вылупления (36) до

Сокращения: ОРЗ — осетровые рыбодные заводы.

перехода на активное питание (стадия 45) в интервале температур от 16 до 18,8°C достигает у белуги 8–10 сут, у русского осетра при температуре 18,0°C – 9 сут (Детлаф и др., 1981) у севрюги – 9 сут (Краюшкина, 1957).

Возраст и размеры предличинок осетровых при переходе на внешнее питание зависят от температуры воды в предшествующий период. При снижении температуры их возраст увеличивается, а размеры и масса тела снижаются. Так, при температуре воды 21,5°C предличинки русского осетра переходят на активное питание на 8-е сутки после вылупления при длине тела 22 мм и массе 46 мг, предличинки сибирского осетра – на 7-е сутки (при этой же температуре) после вылупления при длине тела 20 мм и массе 40 мг. При температуре воды 11,4°C переход на внешнее питание у предличинок русского осетра происходил на 21-е сутки при длине тела 19 мм и массе 28 мг, у предличинок сибирского осетра – на 17-е сутки при длине тела 18 мм и массе 34 мг (Богданова, 1972).

В конце предличиночного периода развития, но несколько ранее перехода к экзогенному питанию (на стадии 42), предличинки осетровых начинают оседать на дно водоема (Драгомиров, 1953, 1957; Шмальгаузен, 1968). На стадии 45 предличинки, имеющие небольшие остатки желтка, начинают питаться внешней пищей и переходят от предличиночной к личиночной стадии развития, на которой личинки способны к хватательным движениям рта (Детлаф и др., 1981), их глаза полностью сформированы, появляется предметное зрение (Бабурина, 1972).

Анализ состояния пищеварительной системы личинок русского (р. Волга) и сибирского осетра (р. Лена и оз. Байкал) в период перехода на внешнее питание показал, что на этой стадии развития в стенке ротовой полости начинают прорезаться личиночные зубы, интенсивно секреторируют слизистые клетки, сформированы тельца Догеля. В пищевом тракте присутствуют в изобилии слизистые и ресничные клетки. В стенке желудка (и в фундальной, и в кардиальной его части) сформированы железы. Вместе с внутриволокнистым перевариванием поглощенной пищи наблюдается и внутриклеточное переваривание остатков желтка. В средней кишке и спиральном клапане хорошо выражен каемчатый эпителий. Клетки печени, средней кишки и спирального клапана богаты жиром (Богданова, 1967). У белуги (Asgari et al., 2013), персидского осетра (*Acipenser persicus* Borodin, 1896) (Babaei et al., 2011), атлантического осетра (*A. oxyrinchus* Mitchell, 1815), белого осетра (*A. transmontanus* Richardson, 1836) (Buddington, Doroshov, 1986) при переходе на внешнее питание желудочные железы также уже функционируют. У белого осетра при переходе на внешнее питание пищеварительная система личинок анатомиче-

ски полностью сформирована, а набор пищеварительных ферментов сходен с таковым у мальков и взрослых рыб, поэтому у них функциональные возможности этой системы выше, чем у личинок других рыб (Buddington, Doroshov, 1986; Ostaszewska et al., 2011).

Глазам осетровых во все периоды жизни свойственна высокая светочувствительность и низкий уровень остроты зрения (Бабурина, 1972). Личинки этих видов при поиске и захватывании пищи руководствуются преимущественно вкусовой рецепцией, сигналами органов сейсмочувствительной системы и осязанием (Дислер, 1949, 1960; Драгомиров, 1953; Лавров, 1909; Павлов и др., 1970; Шмальгаузен, 1962). На стадии смешанного питания обонятельная рецепция не задействована в поиске и захватывании пищи. Впервые чувствительность к естественным пищевым химическим сигналам возникает у молоди русского осетра и севрюги лишь на первые–вторые сутки после перехода на полное экзогенное питание при длине тела 21,0 и 22,5 мм соответственно. Личинки в первые два дня плавают у дна и не реагируют на экстракт зоопланктона (Касумян, Кажлаев, 1989).

Малое значение зрительной ориентации для добывания осетровыми пищи подтверждается тем, что мелкие планктонные ракообразные (основная пища зрительно ориентирующихся личинок других рыб) не играют существенной роли в питании осетровых ни в одном из периодов их жизни (Бабурина, 1972). Большая подвижность и парение в толще воды делают планктон вынужденным кормом молоди осетровых только в плохих условиях питания (Лавров, 1909; Константинов, 1953). Эта особенность учитывается в биотехнике искусственного разведения осетровых. При переводе предличинок на внешнее питание живыми кормами используют науплиев солоноводного рачка *Artemia salina* (L., 1758). В пресной воде они оседают на дно бассейнов, становясь доступными для личинок осетровых (Chebanov, Galich, 2013).

Молодь русского осетра, стерляди, севрюги и белуги после перехода на внешнее питание потребляет бентосные и нектобентосные организмы: гаммарид (Gammaridae), хирономид (Chironomidae), олигохет (Oligochaeta) и мизид (Mysidacea). У молодых личинок русского осетра пища состоит преимущественно из гаммарид, у стерляди – из гаммарид и хирономид, у севрюги – в основном из хирономид, у белуги – из олигохет и гаммарид (Бабурина, 1972). Личинки русского осетра в р. Волге на стадии смешанного питания (стадия IIa по Драгомирову, 1957 и стадия 45 по Детлаф и др., 1981) уже схватывают и заглатывают живой корм – личинок хирономид и коретры (Corethra), мелких ветвистоусых (Cladocera) (Драгомиров, 1957). Характер питания личинок волжских

осетровых с переходом на внешнее питание определяет их распределение в реке — наиболее привлекательными для них становятся илисто-песчаные грунты, где они находят богатый бентос и нектобентос. Молодь покидает стрежневой поток и мигрирует ближе к берегам, может задерживаться на отлогих, богатых бентосом участках рек с плотным илистым дном, но никогда не встречается в собственно прибрежной зоне и в затонах со слабым течением и вязким дном (Павлов, Сбикин, 1989). После перехода на внешнее питание личинки волжских осетровых сосредотачиваются на участках русла с глубиной 6–12 м и быстрым течением (Константинов, 1953).

Наиболее подробно изучено питание молоди многочисленных видов русского осетра и севрюги Нижней Волги до зарегулирования стока реки. Здесь личинки с самого начала активного питания потребляют бентос. В пище молоди этих видов встречены только реофильные организмы. Это, прежде всего, бокоплавы, среди которых наиболее многочисленными были представители рода *Niphargoides* (*Pontogammarus*) (преимущественно *N. sarsi* (Sowinskyi, 1898)), изредка встречались *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) и *Corophium curvispinum* (Sars, 1895). Личинок ручейников (Trichoptera) представляли два реофильных вида: *Hydropsyche ornatula* (McLachlan, 1878) (часто) и *Neureclipsis bimaculata* (L., 1758) (редко). Из личинок поденок (Ephemeroptera) в наибольшем количестве встречался реофильный вид рода *Ecdyonurus* sp. Среди личинок хирономид доминировал род *Cryptochironomus* (Константинов, 1953).

Личинки русского осетра, начиная активное питание при длине тела 20.5 мм, сразу же поедали преимущественно бокоплавов и мелких личинок хирономид массой в десятые доли миллиграмма. В питании мальков русского осетра длиной ≥ 48 мм доля бокоплавов по массе достигала 99.88%, на долю остальных объектов — личинок хирономид и циклопов (Copepoda) приходилось лишь 0.12% (Константинов, 1953).

В русле р. Волги у личинок севрюги, начинающих активное питание при длине тела 18 мм, среди первых же проглоченных организмов, как и у русского осетра, преобладали бокоплавы (Gammaridae). На втором месте были личинки хирономид и циклопы. В желудках молоди севрюги половина всего количества личинок хирономид приходилась на представителей рода *Cryptochironomus*, среди них преобладал *Cryptochironomus* gr. *fuscimanus*, также встречены *Cr. demejerei* (Krusseman, 1933) и *Cr. zabolotzkii* (Chernovskij, 1949). Два последних вида относятся к типичным реофилам. У личинок длиной 18–25 мм встречались также мелкие олигохеты, мизиды и *Bosmina* sp. У молоди севрюги длиной ≥ 43 мм в питании также преобладали бокоплавы (до 99% по массе), на

остальные объекты (олигохеты, циклопы, личинки хирономид, мизиды и босмины) приходилось $\leq 1\%$ по массе (Константинов, 1953).

Пищевой спектр белуги в р. Волге при ее переходе на внешнее питание изучен менее подробно. Известно, что личинки белуги в начале экзогенного питания способны потреблять мелких личинок хирономид и веслоногих раков (Copepoda) (Желтенкова, 1964). У мальков белуги со средней длиной тела 50.5 мм в питании доминировали бокоплавы (39.92% по массе) и коконы пиявок (45.92% по массе), кроме них встречались личинки хирономид, мизиды, олигохеты, личинки ручейников и поденок. У более крупной молоди со средней длиной 76.8 мм пища в основном состояла из бокоплавов (23.86% по массе), мизид (15.51%) и личинок осетровых рыб (46.72%), остальные объекты были менее значимыми: олигохеты — 5.95%, личинки карповых рыб — 7.95% по массе (Константинов, 1953). В р. Урал личинки белуги вскоре после перехода на внешнее питание (при длине тела 23–25 мм) могут также потреблять личинок костистых рыб и осетровых (Стыгар, 1984). В реках Дон и Дунай, как и в р. Волге, скатывающиеся личинки и мальки белуги питаются в основном бентическими организмами — гаммаридами, мизидами, личинками хирономид, поденок, ручейников, олигохетами, а также кумовыми (Cumacea), Decapoda, Corophiidae, Amphipoda, Copepoda, Cladocera (Желтенкова, 1964).

В желудках молоди стерляди в р. Волге наиболее многочисленными были личинки хирономид — типичные обитатели песчаных или каменистых участков реки с быстрым течением *Tanytarsus sexdentatus* (Chernovskij, 1949), *Cricotopus latidentatus* (Tshernovskij, 1949) и *Psectrocladius* gr. *medius* (Константинов, 1953).

В пище молоди осетровых из р. Ахтубы (левого рукава р. Волги, отделяющегося от нее напротив северной части г. Волгограда) преобладание реофильных организмов было выражено менее резко. Наряду с бокоплавами большое значение имели личинки хирономид, в частности, рода *Chironomus* (илюядные формы). В пище молоди русского осетра доля личинок рода *Chironomus* по численности значительно превышала суммарную численность всех других личинок хирономид; второе место по численности занимали личинки *Cryptochironomus* gr. *fuscimanus* и *Cryptochironomus* gr. *algarum*; далее шли личинки *Polypedilum breviantennatum* (современное название *Polypedilum scalaenum* (Schrank, 1803)), *Lymnochironomus* gr. *nervosus* и *Cryptochironomus* gr. *vulneratus* (Константинов, 1953).

В отличие от русского осетра в пище молоди севрюги из р. Ахтубы среди личинок хирономид наиболее преобладал *Cryptochironomus* gr. *fuscimanus*, второе место занимал *Polypedilum breviantennatum*, доля личинок рода *Chironomus* была ниже.

Это объясняется тем, что молодь осетра, в среднем имевшая большие размеры по сравнению с молодь севрюги, гораздо чаще потребляла более крупных личинок из рода *Chironomus* (Константинов, 1953).

В р. Урал личинки севрюги, русского осетра, белуги и шипа потребляли олигохет, полихет, корофиид, гаммарид, мизид, личинок и куколок хирономид. Планктонные организмы с преобладанием циклопов встречались в пищевом комке редко и в небольших количествах (Стыгар, 1984).

В целом у личинок осетровых в естественных условиях отмечается высокая пластичность в отношении питания — в первые дни экзогенного питания они могут питаться и планктонными, и бентосными организмами. Качественный состав пищи зависит от наличия тех или иных видов кормовых организмов в водоеме (Желтенкова, 1964).

Питание молоди других видов осетровых, населяющих реки Европы, Сибири, Дальнего Востока, Китая, Северной Америки, начиная от перехода на внешнее питание, менее изучено.

Тортонезе (Tortonese, 1989) утверждал, что данные о питании адриатического осетра (*Acipenser naccarii* (Bonaparte, 1836)) отсутствуют. Однако известно, что молодь этого вида питается бентическими беспозвоночными, а половозрелые особи также потребляют мелких рыб (Maitland, 1987; Rochard et al., 1990). Обнаружено, что у осетра из рек По и Тичино (Ticino) пища состояла из гаммарид (43%), личинок двукрылых (Diptera) (24%), а также личинок хирономид и олигохет (суммарно 21%) (Bernini, Nardi, 1990).

Состав пищи осетровых из рек Сибири, Дальнего Востока и Китая при их переходе на внешнее питание в естественных условиях неизвестен.

Пищевой спектр молоди речного осетра *Acipenser dabryanus* (Dumeril, 1869) из р. Янцзы при переходе на внешнее питание почти не изучен, имеются лишь данные о его кормлении в экспериментах науплиями *Artemia salina* (L., 1758) (Kynard et al., 2003). Предличинки и личинки этого вида проявляли положительный фототаксис при переходе на экзогенное питание, они предпочитали светлый фон и яркое освещение, что, по мнению авторов, облегчало визуальное выделение движущихся жертв (Kynard, Hogan, 2002b). Авторы считают, что в отличие от других видов осетровых *Acipenser dabryanus* при переходе на внешнее питание преимущественно использует зрение для поиска пищи, причем роль зрения возрастает в онтогенезе, поскольку его мальки питаются молодь других рыб (Xiong, 1988; Zeng, 1990), что требует зрения, а не обоняния (Kynard et al., 2003). Ночная покатная миграция молоди осетра напоминала ночную покатную миграцию личинок лопатоноса, атлантического и амурского осетров. Полевые наблюдения показали, что мальки *Acip-*

enser dabryanus также питаются ночью, и весь его цикл активности приходится на ночное время (Kynard et al., 2003).

Предличинки калуги (*Huso dauricus* Georgi, 1775) в экспериментальных условиях переходили на экзогенное питание при длине тела 23.5 мм, амурского осетра (*Acipenser schrenkii* Brandt, 1869) — 21.8 мм (Zhuang et al., 2003).

Несколько лучше изучен состав пищи молоди осетровых Северной Америки в естественных условиях при их переходе на внешнее питание и несколько позднее. Личинки и мальки лопатоноса (*Scaphirhynchus albus* Forbes et Richardson, 1905) длиной 20–50 мм в р. Миссисипи питались личинками хирономид и поденок. В желудках этого вида обнаружены личинки хирономид *Polypedilum* sp., *Polypedilum halterale* gr., *Paracladopelma doris* (Townes, 1945), *Paratendipes basidens* (Townes, 1945), *Chironomus* sp. и личинки поденок (Gosch et al., 2018). Спектр питания личинок и мальков лопатоноса *Scaphirhynchus platyrhynchus* (Rafinesque, 1820) длиной 20–51 мм на этом же участке реки был несколько шире. В желудках обнаружены личинки хирономид *Paracladopelma* sp., *Cryptochironomus* sp., *Lopescladius* sp., *Polypedilum* sp., *Polypedilum aviceps* (Townes, 1945), *Polypedilum* gr. *halterale*, *Metricnemus* sp., *Paratendipes basidens* (Townes, 1945), *Robackia claviger* (Townes, 1945), *Chernovskii* sp., а также личинки поденок и ногохвосток (Collem-bola) (Gosch et al., 2018).

Питание личинок короткорылового осетра (*Acipenser brevirostrum* LeSueur, 1818) изучено недостаточно. Видимо, оно сходно с таковым у других осетровых, и они питаются любым подходящим по размеру мелкими придонными беспозвоночными (Kynard et al., 2016; Muir et al., 1988). У личинок этого вида много зубов, и они могут схватывать и удерживать жертв (Snyder, 1988). В эксперименте личинки активно преследовали и схватывали зоопланктон (Buckley, Kynard, 1981), авторы полагают, что личинки использовали зрение для охоты на жертвы. Их большой рот (Snyder, 1988) дает им большой выбор пищевых объектов. Личинки осетра рассеивались в бассейнах преимущественно ночью, их дневное поведение свидетельствует, что зрение имеет большое значение при дневном питании (Kynard, Horgan, 2002a; Kynard et al., 2012; Parker, Kynard, 2014). В более позднем возрасте личинки короткорылового осетра в реках питаются основными организмами, сносимыми течением (Kynard, Horgan, 2002a; Kynard et al., 2013, 2014; Parker, Kynard, 2014), такая стратегия питания также требует хорошего зрения (Kynard et al., 2016).

Питание атлантического осетра (*Acipenser oxyrinchus* Mitchell, 1815) при его переходе на экзогенное питание в естественных условиях не изучено, в экспериментальных условиях предличинки успеш-

но переходили на внешнее питание науплиями *Artemia* sp. (Piotrowska et al., 2018).

Пищевой спектр предличинок и личинок белого осетра (*Acipenser transmontanus* Richardson, 1836) при переходе на экзогенное питание в естественных условиях мало изучен. Известно лишь, что его личинки в изолированной популяции р. Кутенаи (Kootenai River, приток р. Колумбия) питаются бентосом (Kynard et al., 2013, 2014).

ПИТАНИЕ ОСЕТРОВЫХ НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ ПРИ ЗАВОДСКОМ ВОСПРОИЗВОДСТВЕ

В условиях аквакультуры – на многих ОРЗ, предличинки переходят на внешнее питание в прудах, где используют имеющуюся кормовую базу, естественную и искусственно формируемую. Ее состав может существенно отличаться от кормовой базы осетровых в реке, где молодь осетровых питается в основном реофильными формами беспозвоночных (Константинов, 1953).

В прудах ОРЗ Азербайджана предличинки осетровых при переходе на экзогенное питание использовали преимущественно только что вылупившихся личинок листоногих раков (Phyllozoa) – конхострак (Conchostraca) и щитней (Notostraca) (Аскеров, Маилаян, 1983). Виды этих ракообразных в работе не указаны, но можно предположить, что конхостраки были представлены *Leptestheria dahalacensis* Rüppel, 1837, щитни – *Triops cancriformis* Bosc, 1801 или *Lepidurus apus* L., 1758, наиболее распространенными на территории бывшего СССР. Кроме того, в этих прудах личинки питались дафниями, преимущественно *Daphnia magna* Straus, 1820, маточную культуру которой заблаговременно вносили в пруды. Молодь осетровых в прудах питалась кормовыми организмами, скапливающимися у дна (дафнии) или на поверхности грунта (личинки хирономид). Молодь белуги, в отличие от других видов осетровых, предпочитала сравнительно более крупные естественные корма (лепестерий и щитней). Молодь севрюги в первую очередь использовала дафний, скапливавшихся в больших количествах у дна, их доля в питании севрюги достигала 70–100% (Аскеров, Маилаян, 1983).

Искусственное воспроизводство белуги на волжских ОРЗ осуществляется в апреле–июне. После пересадки предличинок из садков в пруды в течение 15–20 сут они питаются преимущественно кладоцерами. В дальнейшем большое значение в кормовой базе прудов, где выращивается молодь белуги, имеет нектобентос – листоногие раки *Triops cancriformes* и *Leptestheria dahalacensis*, на Волгоградском ОРЗ – жаброноги *Streptocephalus torvicornis* Waga, 1842 (Anostraca). К концу выращивания (возраст 35–45 сут) в завод-

ских прудах при выедании стрептоцефалюсов, лептестерий и щитней с нежными хитиновыми покровами общий индекс наполнения желудков и упитанности молоди снижается. Поэтому подросшая молодь белуги часто вынужденно переходит на питание планктонными организмами или хирономидами, при наличии последних в прудах (Полянинова, 1984).

Молодь белуги, выращенная на заводах, попадая в реку Волгу, сразу приступала к потреблению речного корма. Характер питания белуги отражал состояние кормовой базы реки, где основными объектами ее питания были гаммариды (60–99% по массе, 79–98% по встречаемости), среди них доминировал крупный *Niphargoides (Pontogammarus) abbreviatus* Sars, 1894. На некоторых участках реки рыба в питании молоди белуги достигала 7–21% по массе (Молодцова, Смирнова, 1984).

Анализ питания молоди севрюги в р. Волге, как выпущенной из ОРЗ, так и естественного происхождения, показал, что особи массой от 0.5 до 2.0 г (в среднем 1.45 г) питались преимущественно гаммаридами *Niphargoides (Pontogammarus) abbreviatus* Sars, 1894, *N. (Stenogammarus) similis* Sars, 1894, другие виды этой группы *N. compressus*, *N. macrurus* (*Stenogammarus*) Sars, 1994 имели меньшее значение. Качественный состав пищи молоди севрюги и русского осетра не различался (Молодцова, 1984).

Особый интерес представляют результаты исследования пищевой пластичности молоди осетровых, полученные Заикиной (1975) на прудах ОРЗ в Астраханской обл. В прудах с низкой биомассой зоопланктона (главным образом, веслоногих *Cyclops sternuus* (Fischer, 1851) при массовом развитии веслоногих раков молодь белуги в возрасте 15–25 сут питалась преимущественно мелкокоразмерными особями конхострак *Leptestheria* (1.5–3 мм) и в меньшей степени щитнями *Apus* sp. (6–12 мм). Молодь в возрасте 30–50 сут уже не потребляла этих раков, поскольку размеры *Leptestheria* достигли 6–9 мм, а *Apus* sp. 20–30 мм. У молоди русского осетра в возрасте 15–30 сут, в отличие от белуги, основными компонентами пищи были личинки хирономид, дафнии и циклопы. Излюбленной пищей мальков осетра в возрасте 40–50 сут служили личинки хирономид (Заикина, 1975).

В прудах с низкой численностью веслоногих раков и неравномерным развитием зоопланктона основной пищей белуги в возрасте 15–30 сут была мелкокоразмерная *Leptestheria*. Хирономиды и циклопы играли незначительную роль. Молодь русского осетра в возрасте до 25 сут питалась в основном *Daphnia magna*, в возрасте 1–1.5 мес – и *Daphnia magna*, и циклопами, в зависимости от численности этих ракообразных в конкретном пруду (Заикина, 1975).

В прудах с высокой стабильной биомассой ветвистоусых раков (*Cladocera*), главным образом *Daphnia magna*, *D. longispina* Müller, 1785, *Moina*, и интенсивным развитием хирономид в питании белуги в возрасте 15–30 сут преобладали мелко-размерные *Leptostheria*. У 30–40-суточных мальков белуги пища почти полностью состояла из крупных форм *Daphnia magna*. Молодь русского осетра в возрасте 20–30 сут питалась преимущественно *Daphnia magna* и личинками хирономид, изредка мелкими особями *Leptostheria*. Мальки осетра в возрасте 35–45 сут потребляли в основном крупных *Daphnia magna* и личинок хирономид, в зависимости от численности этих организмов в конкретном пруду, листоногие раки в их питании отсутствовали (Заикина, 1975). Экспериментально установлено, что для молоди севрюги в возрасте 10–25 сут суточный рацион при кормлении дафниями достигает 250% массы тела рыб, при кормлении личинками хирономид мальков в возрасте 1–1.5 мес – 50% массы рыб. С возрастом наблюдается относительное уменьшение потребления корма на единицу массы рыб при кормлении дафниями – до 100–50%, при кормлении личинками хирономид – до 18%. Из этих двух видов корма лучшим оказались личинки хирономид, при кормлении которыми рост был быстрее на 39.3%, усвояемость выше на 23%, кормовой коэффициент варьировал от 2.2 до 3.7 (Свиренко, 1961).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные о питании осетровых в естественных условиях при переходе на внешнее питание и вскоре после него противоречивы. По одним сведениям, основу пищи личинок, как на этапе смешанного питания, так и позднее при экзогенном питании составляет зообентос. По другим данным, личинки питаются в основном планктонными ракообразными и только в мальковый период осетровые начинают потреблять бентических ракообразных и личинок насекомых (Желтенкова, 1964; Гершанович и др., 1987; Chebanov, Galich, 2013). Это противоречие, вероятно, вызвано тем, что исследования разными авторами проводились в разных условиях. В целом можно констатировать высокую пластичность осетровых в отношении питания на ранних стадиях развития. В благоприятных условиях личинки осетровых при переходе на внешнее питание и позднее потребляют преимущественно зообентос, видовой и размерный состав потребляемых организмов изменяется по мере роста личинок. Зоопланктон служит вынужденным кормом при недостатке доступных форм бентоса.

Преобладание зообентоса в питании осетровых в раннем онтогенезе, в том числе при переходе на внешнее питание, связано с его большей

энергетической ценностью по сравнению с зоопланктоном, и с большей доступностью на стадии смешанного питания личинок, связанной с их морфологией и развитием сенсорных систем, в частности, некоторым запозданием в развитии обонятельной рецепции по сравнению с сейсмосенсорной системой, осязанием и электрорецепцией.

На многих ОРЗ, где предличинки осетровых переходят на внешнее питание в прудах и используют имеющуюся кормовую базу, как естественную, так и искусственно формируемую, ее состав может существенно отличаться от кормовой базы этих видов в реке. В прудах с различной степенью развития кормовых организмов характер питания мальков белуги и русского осетра полностью определяется кормовой фауной водоемов. При этом данные о питании в аквакультуре личинок осетровых при переходе на экзогенное питание свидетельствуют, что планктонные ракообразные являются вынужденным кормом, их энергетическая ценность ниже, чем у личинок хирономид.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-04-00928 и частично программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России” подпрограмма “Динамика популяций ресурсных видов животных”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аскеров М.К., Маилян Р.А. 1983. Биотехнические аспекты прудового выращивания молоди куринских осетровых // Биологические основы осетроводства. Москва: Наука. С. 135.
- Бабурина Е.А. 1972. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. Москва: Наука. 145 с.
- Богданова Л.С. 1967. Сравнительная характеристика перехода на активное питание у личинок разных видов и экологических форм осетровых // Тр. Центр. НИИ осетрового рыбн. х-ва. Т. 1. С. 196.
- Богданова Л.С. 1972. Сравнение перехода на активное питание личинок русского и сибирского осетров при разной температуре // Тр. Центр. НИИ осетрового рыбн. х-ва. Т. 4. С. 217.
- Гершанович А.Д., Пегасов В.А., Шатуновский М.И. 1987. Экология и физиология молоди осетровых. Москва: Агропромиздат.
- Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И. 1981. Развитие осетровых рыб. Москва: Наука.
- Дислер Н.Н. 1949. Развитие кожных органов чувств латеральной системы севрюги // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. Вып. 1. С. 333.
- Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. Москва: Изд-во АН СССР.

- Драгомиров Н.И. 1953. Основные черты возрастных изменений в поведении личинок осетровых рыб // Докл. АН СССР. № 4. С. 725.
- Драгомиров Н.И. 1957. Личиночное развитие волго-каспийского осетра // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. Вып. 20. С. 187.
- Заикина А.И. 1975. Повышение продуктивности прудов осетроводных заводов. Москва: Пищ. пром-сть.
- Желтенкова М.В. 1964. Питание осетровых рыб южных морей // Тр. Всерос. НИИ рыбн. хоз.-ва и океаногр. Т. 54. С. 9.
- Касумян А.О., Кажлаев А.А. 1989. Формирование обонятельной чувствительности в онтогенезе проходных видов осетровых рыб // Тез. докл. Всесоюз. конф. "Физиология морских животных". Апатиты. С. 18.
- Константинов К.Г. 1953. Биология молоди осетровых рыб нижней Волги // Тр. Саратовск. отд. Касп. филиал. Всерос. НИИ рыбн. хоз.-ва и океаногр. Т. 2. С. 28.
- Краюшкина Л.С. 1957. Гистологическая характеристика органов пищеварительной системы личинок севрюги *Acipenser stellatus* на различных этапах развития // Докл. АН СССР. Т. 117. № 3. С. 542.
- Лавров С.Д. 1909. К вопросу о питании волжских рыб // Тр. об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те. Т. 42. Вып. 1. С. 1.
- Молодцова А.И. 1984. Питание молоди севрюги в Волге // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: Типография "Волга". С. 227.
- Молодцова А.И., Смирнова Л.В. 1984. О целесообразности выпуска заводской молоди белуги в реку Волгу // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: Типография "Волга". С. 228.
- Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н. 1989. Некоторые результаты изучения поведения молоди осетровых Волго-Каспийского бассейна // Морфология, экология и поведение осетровых. Москва: Наука. С. 124.
- Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н., Попова И.К. 1970. Роль органов чувств при питании молоди осетровых рыб // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 6. С. 872.
- Полянинова А.А. 1984. Особенности интенсивности потребления пищи заводской молодью белуги в условиях р. Волги // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: Типография "Волга". С. 267.
- Свиренко Е.Г. 1961. Дыхание и питание молоди севрюги (*Acipenser stellatus*) в опытах // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. Т. 11. С. 253.
- Стыгар В.М. 1984. Питание и пищевые отношения молоди осетровых с другими рыбами в нижнем течении р. Урал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Всерос. НИИ рыбн. хоз.-ва и океаногр.
- Шмальгаузен О.И. 1962. Нарушение развития обонятельного органа у осетровых рыб при определенных условиях выращивания // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. Вып. 40. С. 188.
- Шмальгаузен О.И. 1968. Развитие пищеварительной системы осетровых // Морфо-экологические исследования рыб. Москва: Наука. С. 40.
- Эпштейн Б.М. 1954. Питание молоди осетровых рыб р. Куры // Тр. конф. по вопросам воспроизводства рыбных запасов р. Куры в связи со строительством Мингечаурского гидроузла. Баку: Изд-во АН Азербайджанской ССР. С. 75.
- Asgari R., Rafiee G., Eagderi S., Noori F., Agh N., Poorbagher H., Gisbert E. 2013. Ontogeny of the digestive enzyme activities in hatchery produced Beluga (*Huso huso*) // Aquaculture. № 416–417. P. 33.
- Babaei S., Kenari A., Nazari R., Enric Gisbert E. 2011. Developmental changes of digestive enzymes in Persian sturgeon (*Acipenser persicus*) during larval ontogeny // Aquaculture. № 318. P. 133.
- Buddington R.K., Doroshov S.I. 1986. Development of digestive secretions in white sturgeon juveniles (*Acipenser transmontanus*) // Comp. Biochem. Physiol. V. 83A. P. 233.
- Bernini F., Nardi P.A. 1990. Accrescimento di *Acipenser naccarii* Bp. Nel tratto pavese dei fiumi Po e Ticino // Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino. V. 8. P. 159.
- Buckley J., Kynard B. 1981. Spawning and rearing of shortnose sturgeon from the Connecticut River // Progr. Fish. Cult. V. 43. P. 74.
- Chebanov M.S., Galich E.V. 2013. Sturgeon Hatchery Manual. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper. Ankara: FAO.
- Gosch N.J.C., Civiello A.P., Gemeinhardt T.R. et al. 2018. Are shovelnose sturgeon a valid diet surrogate for endangered pallid sturgeon during the first year of life? // J. Appl. Ichthyol. V. 34. Issue 1. P. 39.
- Kynard B., Horgan M. 2002a. Ontogenetic behavior and migration of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*, and shortnose sturgeon, *A. brevirostrum*, with notes on social behavior // Environ. Biol. Fishes. V. 63. P. 137.
- Kynard B., Horgan M. 2002b. Comparative ontogenetic behavior and migration of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*, and shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum*, with notes on social behavior // Environ. Biol. Fishes. V. 63. P. 137.
- Kynard B., Zhuang P., Zhang T., Zhang L. 2003. Ontogenetic behavior and migration of Dabry's sturgeon *Acipenser dabryanus*, from the Yangtze River, which notes on body color and development rate // Environ. Biol. Fishes. V. 66. P. 27.
- Kynard B., Pugh D., Kieffer M., Parker T. 2012. Spawning of shortnose sturgeon in an artificial stream: Adult behavior and early life history // WSCS. Spec. Publ. № 4. P. 165.
- Kynard B., Parker E., Kynard B.E., Horgan M. 2014. Effect of velocity regime on ontogenetic dispersal and habitat use of Kootenai River White Sturgeon (*Acipenser transmontanus*, Richardson 1836) early life stages: an artificial stream study // J. Appl. Ichthyol. V. 30. P. 1160.
- Kynard B., Hilton E., Litvak M., Peterson B. 2016. Life history and status of Shortnose Sturgeon (*Acipenser brevirostrum* LeSueur, 1818) // J. Appl. Ichthyol. V. 32 (Suppl. 1). P. 208.
<https://doi.org/10.1111/jai.13244>
- Maitland P.S. 1987. Le multiguide nature des poissons des lacs et des rivieres d'Europe en couleurs. Bordas. P. 74.
- Muir W.D., Emmett R.L., McConnell R.J. 1988. Diet of juvenile and subadult white sturgeon in the lower Columbia River and its estuary // Calif. Fish & Game. V. 74. P. 49.

- Ostaszewska T., Kolman R., Kamaszewski M. et al.* 2011. Morphological changes in digestive tract of Atlantic sturgeon *Acipenser oxyrinchus* during organogenesis // International Aquatic Research. V. 3. P. 101.
- Parker E., Kynard B.* 2014. Latitudinal variation in ontogenetic behaviour of shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* Lesuer 1818: an artificial stream study // J. Appl. Ichthyol. V. 30. P. 1115.
- Piotrowska I., Szczepkowska B., Szczepkowski M., Kozowski M.* 2018. Assessment of the impact of the timing of first feeding with live and formulated feeds on the survival and growth of larvae Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus* Mitchell) in recirculating systems // Fish. Aquat. Life. V. 26. P. 111. <https://doi.org/10.2478/aopf-2018-0012>
- Rochard E., Williot P., Castelnaud G., Lepage M.* 1990. Elements de systematique et de biologie des populations sauvages d'esturgeons. Bordeaux: CEMAGREF. P. 475.
- Snyder D.E.* 1988. Description and identification of short-nose and Atlantic sturgeon larvae // Am. Fish. Soc. Symp. V. 5. P. 7.
- Tortonese E.* 1989. *Acipenser naccarii* Bonaparte, 1836 // The Freshwater Fishes of Europe. Wiesbaden: AULA. P. 285.
- Xiong T.S.* 1988. Feeding habit of Dabrys sturgeon // The Biology of Sturgeons in Changjiang and Their Artificial Propagation. Chengdu: Sichuan Sci. & Tech. Publ. House. P. 228. (in Chinese).
- Zeng Q.Z.* 1990. Fisheries Resources of the Yangtze Valley. Beijing: China Ocean Press. (in Chinese).
- Zhuang P., Kynard B., Zhang L., Zhang T., Wenxuan W.* 2003. Comparative ontogenetic behavior and migration of kaluga *Huso dauricus* and Amur sturgeon, *Acipenser schrenckii* from the Amur River // Environ. Biol. Fishes. V. 66. P. 37.

Exogenous Feeding in Sturgeon (Acipenseridae) Early Life Stages (Review)

G. I. Ruban^{1,*}

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia*

**e-mail: georgii-ruban@mail.ru*

The data on exogenous feeding in sturgeon early life stages in the wild and aquaculture as well analyzed. The data on food composition and feeding habits in sturgeon larvae at the stage of transition to exogenous feeding and some later in the wild are conflictive. Some data demonstrate that larvae at transition to exogenous feeding stage feed on zoobenthos, other ones show that larvae at this stage of development feed on planktonic crustaceans and only later sturgeon juveniles start to feed on benthic crustaceans and insect larvae. This contradiction is apparently resulted by different research conditions. As a whole high plasticity of feeding pattern in sturgeon early life stages was found. Under favorable auspices larvae at transition to external feeding stage and later stages feed mainly on zoobenthos, species composition of food and size of consuming organisms changes in the wake of larvae growing. Zooplankton is constrained food in the case of deficit of available benthic forms. Predominance of zoobenthos in sturgeon early life stages feeding including transition to external feeding stage, is connected with bigger calorie count comparing to zooplankton, and higher accessibility for larvae at the stage of mixed feeding in dependence of their morphology and delay of olfactory system development comparing to seismosensory, tactile, gustatory systems and electroreception.

Keywords: sturgeon, feeding, external feeding, prelarvae, larvae, fingerlings, zoobenthos, zooplankton